

ESQUISSE D'UN CLASSEMENT COORDONNÉ DES CLASSES D'ALGUES ET ÉVOLUTION DE LEURS ZOÏDES *

II. L'évolution morphologique des zoïdes

M. CHADEFAUD**

RÉSUMÉ. — Dans toutes les classes d'Algues, le type des zoïdes peut être décrit comme une variante d'un archétype prasinophycéen. L'évolution à partir de cet archétype s'accorde assez bien avec l'enchaînement de ces classes.

SUMMARY. — In all classes of Algae, the type of zooids may be described as a variant of a prasinophycean archetyp. The evolution from this archetyp is in sufficient accord with that of the classes.

Naturellement, pour obtenir une classification satisfaisante des Algues, il faudrait prendre en considération d'autres caractères que ceux invoqués dans la première partie de ce mémoire. Dans la seconde, nous nous bornerons à en examiner un seul : la morphologie des zoïdes (zoospores, zoogamètes, espèces monadoïdes) dont nous essayerons de retracer l'évolution, en la confrontant à celle des caractères cytobiochimiques, synthétisée dans les tableaux de la première partie. Mais nous laisserons généralement de côté leurs caractères cytologiques, malgré leur importance.

Nous rappellerons ici qu'en 1950, puis en 1960, nous avons déjà exposé nos conceptions sur les zoïdes des Algues et leur évolution. Mais maintenant nous allons reprendre cette question d'une façon plus complète, et à partir de bases assez différentes. Celles-ci, inspirées en partie par un travail de MIGNOT (1967), peuvent être exposées ainsi :

1. Les zoïdes des Algues devaient avoir primitivement une symétrie axiale, avec à l'apex un, deux ou quatre fouets, parfois davantage, le nombre fondamental étant probablement deux (fig. A, 1a). A partir d'un certain stade de l'évolution, chaque fouet devait être inséré dans un puits flagellaire (p) plus ou moins distinct (fig. A, 1b);

* Première partie : *Cryptogamie : Algologie*, III, 2 : 147-164.

** Laboratoire de Cryptogamie, Université P. et M. Curie, 9 quai Saint-Bernard, 75005 Paris.

2. En s'élargissant, s'approfondissant et fusionnant, les puits flagellaires ont ensuite formé une fosse vestibulaire (fv), au fond de laquelle ils pouvaient être encore reconnaissables (fig. A, 2). Cette fosse pouvait être cylindrique ou évasée vers le haut; dans ce dernier cas elle était plus ou moins infundibuliforme (fig. A, 3 et 4);

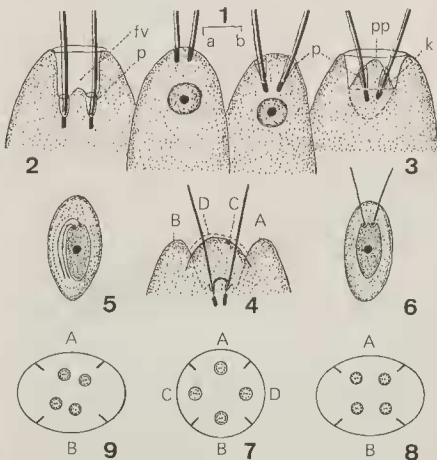


Fig. A. — Zoïdes des Algues : structures fondamentales et origine (schémas). 1. Pôle antérieur à deux fouets (a), insérés chacun dans un puits flagellaire (p) (b); 2. Puits (p) en partie réunis en une fosse vestibulaire (fv); 3. Puits (p) dans la base d'une papille flagellifère (pp) portée par un cône papillifère (k); 4. Fosse vestibulaire encadrée par quatre lobes (A et B, C et D); 5. Spermatocyste de la Rhodophycée *Bonnemaisonia hamifera*, selon SIMON-BICHARD-BREAU, 1971; 6. Id., si ses fouets étaient sortis de la cellule; 7, 8 et 9. Disposition des fouets (ici quatre fouets) par rapport aux lobes A et B, C et D : coupes transversales schématisées; en 7, fouets en face des lobes; en 8, fouets entre les lobes et groupés en deux paires; en 9, deux fouets en face de A et B, mais les deux autres sont déplacés vers les précédents (cf. *Tetraselmis cordiformis*). Fouets représentés par leurs racines.

3. Au fond de la fosse *f*, les fouets pouvaient sortir des flancs d'une papille flagellaire (pp), contenant les puits flagellaires. Cette papille, pas toujours distincte, pouvait elle-même être soulevée au sommet d'un cône papilliféré (pc), produit par le fond de la fosse (fig. A, 3).

4. De plus, l'orifice de la fosse pouvait être plus ou moins distinctement encadré de lobes, au nombre par ex. de quatre : A et B, en croix avec C et D (fig. A, 4). Il pouvait aussi se prolonger sur la surface du zoïde par des sillons (fig. B, 2).

A. — L'ORIGINE DES ZOÏDES

a. On peut penser que l'apparition de zoïdes au cours de l'évolution a été une conséquence de la reproduction par des spores ou des gamètes.

Primitivement, ces éléments reproducteurs ne devaient pas être flagellés : ce cas est encore celui des spores des Cyano- et des Rhodophycées. C'est du fait d'une évolution qu'ils ont donc dû acquérir des fouets. Ensuite, au terme de celle-ci, un grand nombre d'Algues, frappées par une sorte de «néoténie», n'ont pas dépassé au cours de leur développement, à la taille près, le stade de la zoospore génératrice, et sont donc devenues des Algues unicellulaires nageuses, ou Algues monadoïdes (cf. *Pyramimonas*, *Chlamydomonas*, etc.).

b. D'autre part, puisqu'aucune Cyanophycée n'est productrice de zoïdes, et que le fouet locomoteur est inconnu dans cette classe, celle-ci n'a pas atteint le stade phylogénique de son apparition : ce stade n'a été atteint que chez les Eucaryotes. Pourtant se pose à ce sujet un problème, car de nombreuses Bactéries, qui sont des Procaryotes comme les Cyanophycées, ont au contraire des cils vibratiles : ces organites n'ont pas eu besoin du passage au stade des Eucaryotes pour faire leur apparition. Mais les cils de ces Bactéries diffèrent des fouets des Algues, et n'en sont pas exactement les homologues.

c. Par contre, contrairement à ce qu'on a longtemps admis, les Algues eucaryotes du tronc archaïque, donc les Glauc- et les Rhodophycées, ne sont pas totalement dépourvues de zoïdes, ou du moins de fouets. En effet :

1. dans les cultures âgées de la Glaucophycée *Glaucocystis nostochinearum*, cet organisme peut produire deux fouets, qui toutefois sont rudimentaires et non fonctionnels car ils demeurent inclus entre le cytoplasme et la paroi de la cellule (SCHEFF et coll., 1966, puis ROBINSON et PRESTON, 1971);

2. dans les spermatocystes de la Rhodophycée *Bonnemaisonia hamifera*, des photographies électroniques, publiées par SIMON-RICHARD-BREAUD (1971), ont montré l'existence, dans le cytoplasme, contre le noyau, de deux filaments flagelliformes (cf. fig. A, 5). Ils partent de grains basaux, logés dans une dépression du sommet du noyau. Si on les faisait sortir de la cellule, ils constitueraient une paire de fouets rudimentaires au sommet de celle-ci, qui serait alors (fig. A, 6) un zoïde analogue à celui, de type primitif, de la fig. A, 1a.

Depuis lors, des observations analogues ont été faites par TRIPODI et MASI (1978) chez l'*Erythrocytis montagnei*. Elles semblent montrer que chez les Glaucophycées et les Rhodophycées il y a eu au moins une tentative de produc-

tion de zoïdes flagellés, tentative qui a échoué, ces zoïdes ayant sans doute été très tôt supprimés par une évolution régressive, qui n'en a laissé subsister que des vestiges. On a vu dans la première partie que ce cas semble avoir été aussi celui des Zygophycées, parmi les Algues vertes.

Toutefois, concernant le *Bonnemaisonia*, on notera que les filaments observés par SIMON-BICHARD-BREAUD sont en fait assez énigmatiques. Ils n'ont pas

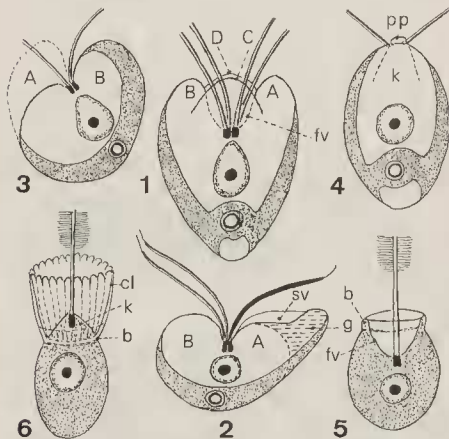


Fig. B. — Évolution des zoïdes : Prasino-, Euchloro-, Craspedophycées. 1. *Pyramimonas*; 2. Passage de la symétrie axiale à une symétrie bilatérale, par hypertrophie du lobe A, transformé en une gibbosité (g) garnie d'un sillon vestibulaire (sv), chez le *Trichloris paradoxa*; 3. Passage à un autre type de symétrie bilatérale, par atrophie de A, chez les «Loxophycées» (=Prasinophycées évoluées); 4. Passage au type des Euchlorophycées : hypothèse d'un comblement de la fosse vestibulaire par le cône papillifère (k) (comblement observé chez le *Chlorodendron subsalsum* : CHADEFAUD, 1947); 5 et 6. Interprétation du zoïde des Craspedophycées par un comblement analogue de la fosse vestibulaire (fv) autour de laquelle les lobes A, B, C, D sont remplacés par le bourrelet (b) portant la collerette (cl) caractéristique de ce groupe.

tion de zoïdes flagellés, tentative qui a échoué, ces zoïdes ayant sans doute été très tôt supprimés par une évolution régressive, qui n'en a laissé subsister que des vestiges. On a vu dans la première partie que ce cas semble avoir été aussi celui des Zygothécées, parmi les Algues vertes.

Toutefois, concernant le *Bonnemaisonia*, on notera que les filaments observés par SIMON-BICHARD-BREAUD sont en fait assez énigmatiques. Ils n'ont pas été retrouvés par D.N. YOUNG (1977), chez le *Bonnemaisonia noekkana*, et pour notre part, sur les excellentes photographies électroniques de Mme PEYRIERE (1974) (mais relatives à des Cérariales, non à des *Bonnemaisonia*) nous ne sommes pas parvenu à en voir d'analogues.

Quoi qu'il en soit, on doit admettre comme possible qu'il y ait eu, ancestralement, peut-être des zoïdes de type primitif (cf. fig. A, 1a) chez les Glaucos et Rhodophycées.

B. — LE «NOEUD» CRYPTO-POCILLO-PRASINOPHYCÉES

On a vu dans la première partie (tableau V) que l'ensemble des Crypto-, Pocillo- et Prasinophycées semble constituer un «nœud» phylogénétique, au niveau duquel se rattachent, d'une part l'anneau chromophycéen, d'autre part le rameau chlorophycéen, et que dans ce «nœud» les Cryptophycées ont conservé des caractères biochimiques rappelant ceux des Rhodophycées, donc le tronc archaïque. Or, ce sont les Algues appartenant à ce «nœud» qui ont les zoïdes les plus proches du type fondamental schématisé par les fig. A, 1 à 4, et plus exactement A, 4, avec fouets insérés dans une fosse vestibulaire, cylindrique ou infundibuliforme. Ainsi :

a. Chez l'unique Pocillophycée connue : *Pocillomonas flos-aquae*, le zoïde a une symétrie nettement axiale; sa fosse vestibulaire est peu profonde, avec fond arrondi et large ouverture; il en sort de 6 à 8 fouets.

b. Chez les Prasinophycées (groupe que nous avons été le premier à distinguer : CHADEFAUD, 1941 à 1977; voir 1977), le zoïde des espèces les moins évoluées, telles que les *Pyramimonas*, a également une symétrie à peu près axiale, mais sa fosse vestibulaire est nettement infundibuliforme (fig. B, 1). De plus, elle est en principe encadrée par quatre lobes (pas toujours bien distincts) : A et B, en croix avec C et D, ceux-ci égaux à ceux-là chez les *Pyramimonas*, au contraire nettement plus petits chez les *Platymonas* et *Tetraselmis*. Au fond de cette fosse, il peut y avoir un papille flagellaire (*Tetraselmis cordiformis*, selon MELKONIAN, 1979).

De cette fosse sortent 2 à 4 fouets, jusqu'à 8 chez les *Polyblepharis*. Il semble que le nombre fondamental soit quatre, disposés comme les quatre lobes encadrant la fosse vestibulaire (fig. A, 7), mais ils ont eu tendance à se grouper en deux paires (fig. A, 8). Chez le *Tetraselmis cordiformis*, étudié par MELKONIAN, cette tendance est en rapport, d'une part avec une forme elliptique, en coupe transversale, de la fosse, elle-même conditionnée par l'inégalité des quatre lobes (A et B, C et D), et d'autre part par une rotation des fouets C et D, les rapprochant de A et B (fig. A, 9).

Le corps du zoïde et les fouets sont en principe couverts de deux ou trois couches d'écailles très petites, non silicifiées. De plus, chez le *Tetraselmis*, le corps est logé dans une thèque, portant les écailles; chez les *Prasinoclamydomonas* et les *Prasinocarteria*, il est pourvu d'une tunique semblable à celle des cellules végétales. En plus des écailles, les fouets peuvent porter des mastigonèmes (bien observés par MELKONIAN chez le *Tetraselmis*). Aux quatre fouets du type fondamental correspondent quatre racines flagellaires, auxquelles s'ajoutent, chez le *Tetraselmis*, deux rhizoplastes massifs.

A l'appareil basal des fouets sont rattachés des corps parabasaux, de nature sans doute golgienne, et il y a sous le plasmalemma des corps mucifères.

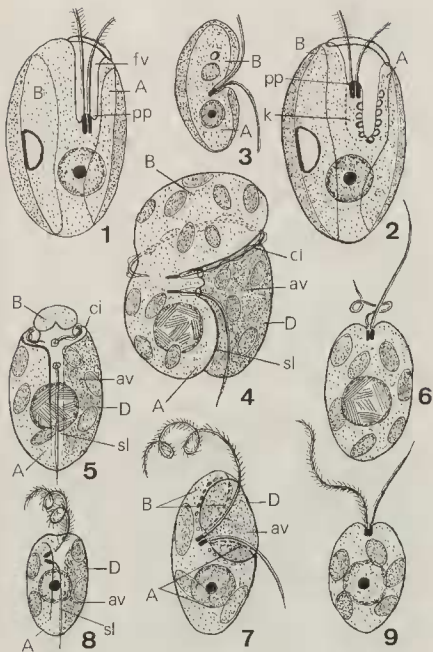
On verra plus loin comment le type ainsi décrit a été modifié chez les Prasinophycées évoluées (= Loxophycées, selon CHRISTENSEN, 1962), dont les zoïdes ont passé du type à symétrie axiale à des types bilatéraux, par suite d'un inégal développement des côtés A et B du corps (fig. B, 2 et 3).

c. Chez les **Cryptophycées** les moins évoluées, on retrouve encore (v. le schéma de DODGE, 1973) une fosse vestibulaire, d'où sortent les fouets, mais la symétrie n'est plus axiale : comme chez les Prasinophycées évoluées, les zoïdes ont acquis une symétrie bilatérale, avec une dorsiventralité accusée, par suite de l'atrophie d'un des côtés du corps, que nous appellerons le côté A (fig. C, 1 et 2).

La fosse vestibulaire n'est pas infundibuliforme, et son orifice est plus ou moins égueulé du côté A. Les fouets, au nombre de deux, y sont insérés, du moins en principe, sur une papille flagellaire (pp), qui peut elle-même être portée par un cône papillifère (k), soudé au côté B de la fosse (fig. C, 2). Le corps et les fouets sont dépourvus d'écailles, mais les fouets portent des mastigonèmes. De plus, en raison de la dorsiventralité du corps, ils sont différents : d'après les mastigonèmes, le fouet B (fouet majeur) est pectiné, tandis que A est penné ou nu.

Sous la cuticule, et autour d'un diverticule de la fosse vestibulaire, on observe, au lieu de simples corps mucifères, des trichocystes, et l'appareil golgien n'a pas les caractères d'un parabasal. Dans le g. *Sennia*, à l'atrophie du côté A s'est ajoutée une forte hypertrophie de B (fig. C, 3), hypertrophie qu'on retrouvera chez les Dinophycées (cf. fig. D, 4).

Fig. C. — Évolution des zoïdes : anneau chromophycéen. 1 et 2. Zoïde des Cryptophycées (d'après DODGE, 1973) : fosse vestibulaire (fv), papille flagellifère (pp), cône papillifère (k); 3. Zoïde des Cryptophycées du g. *Sennia*; 4. Zoïde des Dinophycées : aire vestibulaire (av), cingulum (ci), sulcus (sl) (v. fig. D); 5. Zoïde des Dinophycées amphidiennes; 6. Zoïde des Dinophycées adiniennes; 7. Zoïde (spermatozoïde) d'une Phéophycée du g. *Fucus* (selon CHADEFAUD, 1948 et 1960); 8. Zoïde des Chrysophycées (schéma) : aire vestibulaire (av), sulcus (sl); 9. Zoïde de Chryso- ou de Xanthophycée évoluée (évolution régressive) : fosse vestibulaire réduite à une petite encoche, au pôle supérieur, ou nulle.



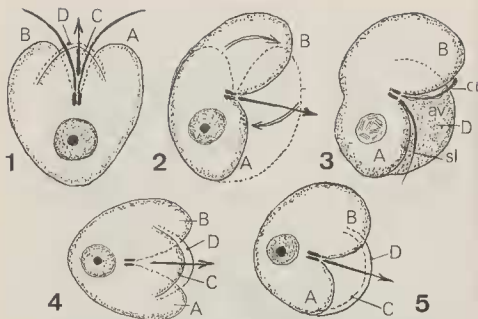


Fig. D. — Le zoïde des Dinophycées (schéma). 1 et 4. Structure ancestrale probable, cf. celle des Prasinophycées primitives (fig. B, 1), mais avec seulement deux fouets (A et B), 2, 3 et 5. Atrophie de A, hypertrophie en B, disparition de C, réduction de la fosse vestibulaire à une aire vestibulaire (av), sur la face interne de D, encadrée par les deux sillons vestibulaires (cingulum cl, sulcus sl); déplacement de l'axe polaire du zoïde (flèche).

C. — LE RAMEAU CHLOROPHYCÉEN

On a vu qu'aux diverses Prasinophycées semblent se rattacher, d'une part les Phragmophycées et les Zygothécées, d'autre part les Euklorophycées. En se basant sur l'évolution de l'appareil flagellaire des zoïdes, STEWART, MATTON et CHANDLER (1978) distinguent des classes différentes, mais toutes également dérivées de Prasinophycées : les «Ulvaphycées», dérivées des *Pedinomonas*, les «Charophycées», dérivées des *Pyramimonas*, les «Chlorophycées» proprement dites, dérivées des *Platymonas*. Nous en tenant à ce qui a été dit dans la première partie du présent travail, nous examinerons successivement les zoïdes des Prasinophycées évoluées, ceux des Phragmophycées, ceux enfin des Euklorophycées. Quant aux Zygothécées, on a vu dans la première partie qu'elles ont pu avoir ancestralement des zoïdes, mais que ceux-ci, s'ils ont existé, n'existent plus.

a. Chez les Prasinophycées évoluées (= Loxophycées de CHRISTENSEN) les zoïdes ont évolué du type primitif pyramidal, à fosse vestibulaire infundibuliforme, à des types bilatéraux, savoir (cf. CHADEFAUD, 1977) :

1. le type du *Trichloris paradoxa*, dans lequel la bilatéralité provient d'une hypertrophie du lobe A, sur lequel la fosse vestibulaire se prolonge par un sillon ventral (sv) (fig. B, 2). Le lobe A se trouve transformé en une gibbosité (g), et au lieu de 4 fouets il n'y en a plus que 3, dont l'un correspond à cette gibbosité et au sillon ventral, les deux autres, plus grêles, à B.

2. le type des «*Loxophycées* proprement dites», dans lequel la dorsiventralité résulte au contraire d'une atrophie du lobe A, ainsi que des lobes C et D, qui ont disparu (fig. B, 3). Cette figure montre comment la fosse vestibulaire se trouve ainsi réduite à sa partie B, de sorte qu'en apparence elle n'existe plus, et comment aussi le nombre des fouets s'est réduit à deux (A et B), différents l'un de l'autre, tandis que le noyau est déporté vers B.

b. Les zoïdes des *Phragmophycées* sont en principe d'un type analogue à celui des «*Loxophycées*», mais ils ont évolué d'une façon remarquable (cf. CHADEFAUD, 1977 et 1978), qui a abouti aux spermatozoïdes hélicoïdaux des Charales, comparables à ceux des Plantes supérieures, notamment des Bryophytes.

Chez les *Chaetospaeridium*, les *Coleochaete* et les Charales, on retrouve un revêtement écailleux semblable à celui des *Prasinophycées*; il fait par contre défaut chez les *Klebsormidium* et les *Stichococcus*. D'autre part, dans tous les genres existe la formation appelée «*multilayered structure*» (= MLS) par GRAHAM (1975). Il s'agit d'un ruban formé de microtubules, allongé sous le plasmalemme du zoïde et généralement doublé, sur sa face interne, par des couches lamelleuses, dont les lamelles sont disposées obliquement, avec une obliquité variant de chaque couche à la suivante. Plus ou moins développé selon les espèces, ce ruban part de la région d'insertion des fouets et se dirige vers l'arrière du corps. On le retrouve dans les spermatozoïdes des Plantes supérieures : Bryophytes, Ptéridophytes et Gymnospermes Natives (*Zamia*), ce qui confirme qu'à l'état ancestral algal ces plantes ont pu être proches des *Phragmophycées* actuelles. Toutefois il n'est pas absolument spécifique de celles-ci, car il existe aussi chez les *Trentopohliales*, parmi les *Euchlorophycées* (v. plus loin).

c. Chez les *Euchlorophycées*, les zoïdes n'ont pas de fosse vestibulaire. Leurs fouets sortent d'une papille flagellaire (pp, fig. B, 4) qui occupe l'apex de la cellule, et n'est d'ailleurs pas toujours distincte. Ils sont en principe au nombre de 4, comme chez les *Carteria*, mais souvent aussi au nombre seulement de 2, comme chez les *Chlamydomonas*; ce sont là les mêmes nombres fondamentaux que chez les *Prasinophycées*. Toutefois il y en a un seul chez les *Cylindromonas* et les *Chloroceras*, et au contraire un grand nombre chez les *Oedogoniales*. Chez celles-ci, ils sont disposés en une couronne, entourant la papille flagellaire transformée en une calotte apicale aplatie.

Il n'y a pas de mastigonèmes : ceux de l'*Haematococcus pluvialis*, figurés par BENESOVA (1949) ne sont que des pseudo-mastigonèmes. Il n'y a pas non plus d'écailles et de MLS, sauf toutefois chez les *Heteromastix*, écailleux selon MATTOX et STEWART (1973), les *Pseudendroclonium* et *Trichosarcina*, écailleux selon SWALLE (1973) et les *Trentopohliales*, pourvues d'un MLS selon GRAHAM et Mc BRIDE (*Trentopohlia*, 1975) et MARCHE-MARCHAD (*Cephaleuros*, 1976 et 1977). On peut penser que, chez ces espèces, l'évolution qui a

conduit du type des *Prasinophycées* à celui des *Euchlorophycées* a conservé les écailles ou le MLS des premières.

Cette évolution a pu être celle que schématise la fig. B, 4 (cf. CHADEFAUD, *Chlorodendron*, 1947, puis 1960 et 1977) : ancestralement, comme chez les *Prasinophycées*, les fouets étaient insérés au fond d'une fosse vestibuliforme, sur une papille flagellaire (cf. fig. B, 1) puis sur ce fond s'est développé un cône papillifère (cf. fig. A, 3 et 4) qui a soulevé la papille; à la fin, ce cône a rempli la fosse, qui a disparu, et la papille s'est trouvée à l'apex du corps (fig. B, 4).

d. Bien que généralement rangées parmi les *Euchlorophycées*, les *Trentepohliales* doivent en réalité être envisagées séparément, comme il a été dit dans la première partie, car elles ont des caractères spéciaux (cf. GRAHAM et Mc BRIDE, 1975, et MARCHE-MARCHAD, 1976 et 1977). En effet :

— par leur appareil végétatif, ce sont des *Chlorophycées* évoluées : structure encore nématothallienne chez les *Trentepohlia*, mais subcladomienne chez les *Cephaleuros*, dont chaque lobe du thalle contient un filament axial, ou deux filaments axiaux réunis, autour desquels les autres filaments forment un complexe sub-pleuridien (cette structure est, dans une certaine mesure, comparable à celle des *Druparnaldia*); cellules réunies entre elles par des plasmodesmes (comme chez les *Chaetophorales* et les *Oedogoniales*); plastes à grana (formés chacun d'un thylakoïde replié plusieurs fois sur lui-même); après les mitoses, disposition particulière du système microtubulaire (selon GRAHAM et Mc BRIDE);

— par leurs zoïdes (zoospores et zoogamètes), ce sont des *Euchlorophycées* : deux fouets opposés, partant du pôle apical, et pas d'écailles, mais avec des caractères qui rappellent les *Phragmophycées* : présence de deux appareils MLS (un par fouet; fig. E, 8) — et même certaines des Algues du groupe chromophycéen : la gaine de chaque fouet forme deux ailes opposées, de sorte que les fouets sont rubanés (fig. E, 7), ce qui rappelle certaines *Cryptophycées*, des g. *Cryptomonas* (HIBBERD et col., 1971), *Pedinella* (SWALE, 1968), *Apedinella* (THRONSEN, 1971), etc., les *Dinophycées* (fouet transversal rubané des *Dinomonadales*) et certaines *Euglénophycées* (épaississement de la gaine des fouets des *Péranémines*; CHADEFAUD, 1938 et 1960).

Cela permet de penser que les *Trentepohliales* se sont détachées du «nœud» crypto-pocillo-prasinophycéen du même côté que les *Euchlorophycées*, mais à un niveau suffisamment bas pour avoir conservé des caractères rappelant ceux de groupes issus eux aussi de ce «nœud» : *Crypto*-, *Dino*- et *Euglénophycées* d'une part, et d'autre part les *Phragmophycées*, groupes qui à ce niveau n'étaient sans doute pas totalement séparés.

D. — L'ANNEAU CHROMOPHYCÉEN

Sur cet anneau, l'évolution des zoïdes a été plus complexe sur le rameau chlorophycéen, et c'est pourquoi nous l'examinons après celui-ci. Cette évolution a donné des zoïdes les uns à fosse vestibulaire conservée, plus ou moins semblable à celle des *Cryptophycées*, d'autres à fosse oblitérée, rappelant le cas des *Euchlorophycées*, d'autres enfin à fosse ouverte latéralement, et réduite ainsi

à une «aire vestibulaire», ce qu'on peut comparer au cas des *Prasinophycées* évoluées et des *Phragmophycées*.

a. Des zoïdes à fosse vestibulaire conservée s'observent chez les *Cryptophycées* (v. plus haut, et fig. C, 1, 2, 3) et, en outre, chez les *Euglénophycées*, les *Eustigmatophycées* et les *Raphidophycées* (fig. E).

1. chez les *Euglénophycées*, on peut penser que la fosse vestibulaire a été primitivement largement ouverte et encadrée par quatre lobes analogues à ceux des *Prasinophycées* primitives (A et B, C et D); que sur le fond étaient insérés deux fouets égaux et pectinés, correspondant aux lobes A et B, ou peut-être quatre, que chaque fouet portait un photocepteur (pht), au niveau duquel il y avait, contre la paroi de la fosse, mais extérieurement à celle-ci, un stigma (st), enfin que sous la cuticule il y avait (ou pouvait y avoir) des corps mucifères (m), colorables ou non par le bleu de crésyle (vitalement) ou par l'iode (fig. E, 1).

La forme générale du corps rappelait celle des *Prasinophycées* primitives, à symétrie approximativement axiale (cf. fig. B, 1) ou même celle des *Pocillophycées*, et les fouets pectinés étaient comparables au fouet majeur des *Cryptophycées* (cf. fig. C, 1 et 2). Qu'il ait pu y avoir quatre fouets, comme chez les *Prasinophycées* primitives (cf. fig. B, 1) est suggéré par le cas de *Euglenomorpha hegneri*, qui en a encore trois. Les photocepteurs pouvaient être comparés à celui décrit (toutefois avec doute) chez certains *Cryptomonas* (HIBBERD et col., 1971), et d'une façon plus certaine chez diverses *Chrysophycées*, dont l'un des deux fouets, très réduit, est entièrement porteur d'une telle formation : *Mallomonas insignis* (BOURRELLY et CHADEFAUD, 1951), *Chromulina psammobia* (FAURE-FREMIET et ROUILLER, 1957), *Chromulina placetula* (BELCHER et SWALE, 1967), etc. Enfin les corps mucifères auraient rappelé ceux de certaines *Prasinophycées* (*Pyramimonas*) et les trichocystes des *Cryptomonas*. Ainsi ce type primordial (hypothétique) illustre l'idée d'une parenté, malgré leur chlorophylle b, des *Euglénophycées* avec les autres Algues du rameau chromophycéen et du nœud *Crypto-Pocillo Prasinophycéen*, dont sans doute elles sont issues (cf. MIGNOT, 1967).

Toutefois, leurs stigmas présentent la particularité remarquable d'être indépendants de l'appareil plastidial : contrairement à ce qu'on observe chez toutes les autres Algues (sauf les *Eustigmatophycées*) il n'y avait pas de plastes stigmatifères; chaque stigma était formé d'un groupe de globules caroténifères, inclus directement dans le cytoplasme. Mais reste à savoir si c'était là un caractère primitif, car des photographies électroniques d'Euglènes (WALNE et ARNOTT, 1967) et un dessin de DODGE (1973) montrent que, chez celles-ci, chacun de ces globules est enveloppé par une membrane (fig. E, 4), dont on peut se demander si elle n'est pas un reste d'un plaste stigmatifère, extrêmement réduit par une évolution régressive (?).

En réalité, le schéma fondamental théorique n'a été conservé chez aucune des espèces connues : chez toutes, il a subi des modifications, dont nous ne donnerons ici que quelques exemples. Ainsi, (fig. E, 2 et 3) :

— l'orifice de la fosse vestibulaire a été rétréci, et les lobes qui devraient l'entourer ne sont plus distincts;

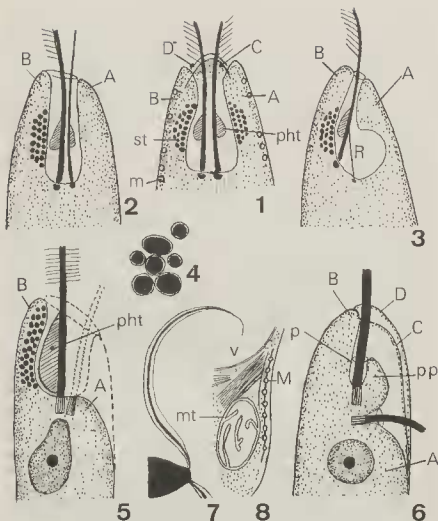


Fig. E. — Zoïdes des Euglénophycées, Eustigmatophycées, Raphidophycées, et des Trentepohliales. 1 à 3. Euglénophycées : type ancestral hypothétique (1), *Eutreptia* (2), *Euglena* (3). Réservoir (R), stigma (st), photocepteurs (pht), m, corps mucifères; 4. Stigma d'une Euglène, en électronique (v. le texte); 5. Zoïde d'une Eustigmatophycée (*Polyedriella*, d'après HIBBERD et LEEDALE, 1972). Photocepteur (pht), lobes A, C et D complètement atrophiés; 6. Zoïde d'une Raphidophycée (*Gonyostomum*, d'après MIGNOT, 1967) : papille flagellifère (pp), puits flagellaire (p), lobe A complètement atrophié; 7. Zoïde d'une Trentepohliale (*Cephaleuros*, d'après MARCHE-MARCHAD, 1976) : fouets rubanés; 8. Id., détail : mitochondrie (mt) et coupe transversale d'un appareil MLS (M).

— il y a eu une atrophie, plus ou moins marquée, du côté A, ce qui a donné au corps du zoïde et à la fosse vestibulaire une dissymétrie souvent très marquée : cette fosse est incurvée vers A, et de ce côté elle s'élargit de façon à former un réservoir pulsatile (R), entouré de cytoplasme excréteur. Dans celui-ci se forment rythmiquement des vésicules pulsiles, dont le contenu est déversé dans le réservoir;

— en conséquence aussi de l'atrophie en A, il y a eu une atrophie plus ou moins marquée du fouet correspondant : il est encore assez bien développé, et pourvu d'un photocepteur, chez l'*Eutreptia viridis*, où toutefois il n'est plus pectiné (fig. E, 2); chez les Euglènes, il n'est plus que rudimentaire, et dépourvu de photocepteur (fig. E, 3).

2. Chez les Eustigmatophycées, séparées des Xanthophycées par HIBBERD et LEEDALE (1972) parce qu'elles ont, comme les Euglénophycées, un stigma engendré directement par le cytoplasme, sans plaste porteur, la fig. E, 5 montre que les zoïdes, du moins ceux du *Polyedriella helvetica*, peuvent être comparés à ceux des Euglènes, mais avec une atrophie totale du côté A et du fouet correspondant. L'autre fouet est pectiné, comme le fouet majeur des *Cryptomonas*; il porte un volumineux photocepteur (pht), en face du stigma.

3. Chez les Raphidophycées (= Chloromonadines, que divers auteurs avaient rapprochées des Dinophycées), le *Gonyostomum semen*, qu'on peut prendre pour type, présente lui aussi une atrophie totale du côté A de la fosse vestibulaire, côté sur lequel cette fosse est égueulée de façon à se prolonger en un sillon ventral (fig. E, 6 d'après des dessins de MIGNOT, 1967). Les deux fouets, insérés à angle droit, sortent de puits flagellaires occupant la base d'une papille flagellaire (pp).

On remarquera que l'atrophie en A de la fosse vestibulaire du *Polyedriella* et du *Gonyostomum*, déjà ébauchée chez les Euglènes, se retrouve, mais moins totale, chez les *Cryptomonas* (fig. C, 1 et 2), et d'une façon plus complète chez les Prasinophycées évoluées (fig. B, 3) et les Phragmophycées.

b. Des zoïdes à fosse vestibulaire oblitérée s'observent chez les Craspédophycées, si du moins on admet pour eux l'interprétation (très hypothétique) que nous proposons ici (fig. B, 5 et 6).

Ces organismes sont les «Flagellés à collerette», ou Choanoflagellés, des anciens auteurs. On les range aujourd'hui près des Chrysophycées (ou même parmi celles-ci) parce que l'un d'eux, le *Stylochomonas minuta* Lackey, marin, possède deux chloroplastes bruns. D'autre part, on sait que leur organisation rappelle de très près celle des choanocytes des Éponges, ce qui a conduit à penser qu'ils peuvent être proches de la souche ancestrale de celles-ci, donc aussi des Métazoaires.

Nous supposons ici que, primitivement, ils possédaient une fosse vestibulaire infundibuliforme (fv), au fond de laquelle était inséré leur unique fouet, celui-ci garni de mastigonèmes de tous côtés (fig. B, 5). L'orifice de cette fosse devait être entouré d'un bourrelet (b). Mais au fond de cette fosse se serait développé un cône papillifère (k), qui en s'accroissant aurait oblitéré la fosse, de la même façon que chez les Euchlorophycées (cf. fig. B, 4). En même temps,

le bourrelet b se serait garni d'une collerette (cl), constituée par un cycle de minces lanières (fig. B, 6).

c. Les zoïdes à aire vestibulaire caractérisent, avec diverses variantes les *Dino*-, *Chryso*-, *Hapto*-, *Phéo*- et *Xanthophycées*.

1. Ce sont les *Dinophycées* (fig. D) qui permettent de mieux comprendre la structure fondamentale de tels zoïdes, et comment elle dérive du type primitif à fosse infundibuliforme, encadrée par les quatre lobes A, B, C et D, représenté par les fig. A, 4 et D, 1, et conservé chez les *Prasinophycées* primitives. Partant de ce type (fig. D, 1), il y aurait eu : 1) hypertrophie en B et atrophie en A (fig. D, 2), comme chez les *Sermia* (fig. C, 3A), et par suite changement d'orientation de l'axe de symétrie, orienté désormais latéralement; 2) atrophie totale du lobe C, après quoi la face interne du lobe D est devenue l'aire vestibulaire av (fig. C, 4). Cette aire est convexe, et encadrée par deux sillons : le cingulum (ci), qui la sépare du lobe B et le sulcus (sl), qui la sépare du lobe A atrophié. Dans chacun de ces sillons est logé l'un des fouets (fig. D, 3). Le lobe B constitue le lobe antérieur du corps (= acro + prosomère) et A le lobe postérieur (= opisthomère)*. Dans les puits flagellaires débouchent des pusules, comparables (dans une certaine mesure) au réservoir pusulaire des Euglènes. Il peut y avoir des corps mucifères ou des trichocystes, voire des nématocystes.

En fait, le schéma auquel on arrive ainsi est toujours plus ou moins modifié, et parfois très fortement. Sauf chez les *Hemidinium*, le cingulum encercle complètement le corps du zoïde, entre le prosomère et l'opisthomère. Chez les *Amphidiniens*, le prosomère, constitué par le lobe B, est atrophié; le cingulum et le sulcus sont disposés de façon que le corps ait une symétrie à peu près bilatérale (fig. C, 5). Chez les *Adiniens*, il est totalement supprimé (fig. C, 6), ce qui donne au zoïde une simplicité morphologique, non pas primitive, comme on le suppose généralement, mais au contraire réalisée par une évolution régressive très poussée. Chez les *Nematodiniens* (= *Pouchétidés*) le prosomère n'est pas atrophié, mais le corps est généralement affecté d'une torsion hélicoïdale. Enfin, on sait que les *Péridiniens* et les *Dinophysiens* ont une cuirasse cellulosique.

2. Fondamentalement, les zoïdes des *Chrysophycées* (fig. C, 8) sont comparables à ceux des *Amphidiniens*, mais ils n'ont pas de prosomère, ni de cingulum; leur sulcus est peu profond, avec bord droit seul net, et fouets insérés sur ce bord; leurs caractères morphologiques sont donc ceux des zoïdes *dinophycéens*, mais simplifiés par une évolution régressive. A quoi il faut ajouter un autre caractère des *Dinophycées* : ils peuvent contenir une pusule. Mais leurs fouets sont d'un autre type, l'un deux étant garni de deux rangs de mastigonèmes, l'autre nu. Celui-ci peut porter un photorécepteur comparable à celui des Euglènes, ou même être réduit au support de cet organite (cf. BOURRELLY et CHADEFAUD, 1951, puis FAURÉ-FRÉMIET et ROUILLER, 1957). Enfin, il peut y avoir des corps mucifères ou des trichocystes (ceux-ci de diverses sortes).

* Cette interprétation de la morphologie des zoïdes des *Dinophycées* diffère de celle que nous avons proposée antérieurement, notamment en 1960.

3. Les zoïdes des **Phéophycées** (fig. C, 7) rappellent ceux des **Chrysophycées**, avec des fouets du même type, mais leur aire vestibulaire (av) n'est que rarement distincte, elle est le plus souvent effacée. C'est cependant sur son bord droit que sont insérés les fouets (CHADEFAUD, 1960).

Ceux des **Xanthophycées** sont également comparables à ceux des **Chrysophycées** (mais souvent simplifiés). Cela n'indique d'ailleurs pas forcément une parenté réelle entre ces deux classes, car il peut s'agir d'une similitude par convergence.

En définitive, on voit que l'évolution morphologique des zoïdes des Algues s'accorde assez bien avec l'enchaînement des diverses classes, proposé dans la première partie de ce travail. On remarquera notamment comment tous peuvent être rattachés à ce que nous avons appelé le «nœud» crypto-pocillo-prasinophycéen, ce qui paraît indiquer qu'il y a entre eux une communauté du plan d'organisation fondamental, comme si toutes les Algues à zoïdes étaient, à l'origine, issues d'une même souche. Toutefois, il faut remarquer aussi que nous n'avons pas suffisamment tenu compte des caractères cytologiques des zoïdes, qui peuvent conduire à admettre au contraire une assez grande diversité. Enfin, nous n'avons pas rédigé un travail exhaustif, dans lequel, pour chaque classe, il aurait fallu présenter en détail une évolution secondaire, parfois complexe.

AUTEURS CITÉS

- BELCHER, J.H. et SWALE, E.M.F., 1967 — *Chromulina placentula* sp. n., a fresh water nanoplankton flagellate. *Brit. Phycol. Bull.* 3 : 257-267.
- BENESOVA, V., 1949 — Fouets pleuronématis et à disposition amphiconte chez l'*Hemato-coccus pluvialis*. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 228 : 1883-1884.
- BOURRELLY, P. et CHADEFAUD, M., 1951 — Sur les caractères d'un *Mallomonas* et les affinités des Chrysophycées. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 232 : 434-435.
- CHADEFAUD, M., 1938 — Nouvelles recherches sur l'anatomie comparée des Euglénien : les Péranémies. *Rev. Algol.*, 11 : 189-220.
- CHADEFAUD, M., 1941 — Sur l'organisation et la position systématique des Flagellés du g. *Pyramidomonas*. *Revue Scientifique*, 79 : 113-114.
- CHADEFAUD, M., 1947 — Études sur l'organisation de deux Volvocales sédentaires marines : *Prasinocladus lubriens* et *Chlorodendron subsalsum*. *Revue Scientifique*, 85 : 862-865.
- CHADEFAUD, M., 1950 — Les cellules nageuses des Algues dans l'embranchement des Chromophycées. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 231 : 788-790.
- CHADEFAUD, M., 1950 — Les cellules nageuses des Algues dans l'embranchement des Chlorophycées. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 231 : 988-990.
- CHADEFAUD, M., 1960 — Les végétaux non vasculaires (Cryptogamie). T. 1 du Traité de Botanique systématique de M. CHADEFAUD et L. EMBERGER, Paris, Masson Éd., XV + 1018 p.
- CHADEFAUD, M., 1977 — Les Prasinophycées : remarques historiques, critiques et phylogénétiques. *Bull. Soc. phycol. France*, 23 : 1-17.

- CHADEFAUD, M., 1977 — Sur l'évolution des zoïdes des Chlorophycées et l'origine algale des Cormophytes. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 284 : 2227-2229.
- CHADEFAUD, M., 1978 — L'origine algale des plantes supérieures. *Bull. Soc. Bot. France*, 126 : 337-348.
- CHRISTENSEN, T., 1962 — *Alger (= Les Algues)*. Munksgaard, Kobenhaven, 178 p.
- DODGE, J.D., 1973 — The fine structure of algal cells. *Acad. Press, London et New York*, 261 p.
- FAURE FREMIET, E. et ROUILLER, Ch., 1957 — *Chromulina psammobia*. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 244 : 2655-2660.
- GRAHAM, L.E. et Mc BRIDE, G.E., 1975 — The ultrastructure of multilayered structure associated with flagellar bases in mobile cells of *Trentepohlia aurea*. *J. of Phycol.*, 11 : 86-96.
- HIBBERD, D.J. et coll., 1971 — Observations on the ultrastructure and of flagellum and periplast in the Cryptophyceae. *Brit. Phys. J.*, 6 : 61-72.
- HIBBERD, D.J. et LEEDALE, G.F., 1972 — Observations on the cytology and ultrastructure of the new algal class : Eustigmatophyceae. *Ann. Bot.*, 36 : 49-71.
- MARCHE-MARCHAD, J., 1976 — Quelques aspects de l'ultrastructure de la cellule végétative et des zoïdes de deux espèces de Trentepohliacées du g. *Cephaleuros*. *Bull. de l'I.F.A.N.*, 38 : 469-486.
- MARCHE-MARCHAD, J., 1977 — Observations sur la morphogenèse du *Cephaleuros virescens* (Trentepohliale). *Bull. de l'I.F.A.N.*, 39 : 1-22.
- MATTOX K.R. et STEWARD K.D., 1973 — Cell division in the scaly green flagellate *Heteromastix angulata*. *Can. J. Bot.*, 51 : 1425-1430.
- MELKONIAN, M., 1979 — An ultrastructural study of the Flagellate *Tetraselmis cordiformis*, with emphasis on the flagellar apparatus. *Protoplasma*, 98 : 139-151.
- MIGNOT, J.P., 1967 — Affinités des Euglénomonadines et des Chloromonadines. *Protistologica*, 3 : 25-60.
- PEYRIERE, M., 1974 — Thèse de doctorat sur la cytologie des Cérariales. Paris (Orsay), (inérite).
- ROBINSON, D.G. et PRESTON, R.D., 1971 — Studies on the fine structure of *Glaucozystis nostochinearum*. *Brit. Phys. J.*, 6 : 113-128.
- SIMON-BICHARD-BREAU, J., 1971 — Un appareil cinétique dans les gamétophytes mâles d'une Rhodophycée : *Bonemaisonia hamifera*. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 273 : 1272-1275.
- SCHNEFF, E. et coll., 1966 — Zur Cytologie und taxonomischen Einordnung von *Glaucozystis*. *Arch. Mikrobiol.*, 55 : 149-174.
- STEWART, K.D., MATTOX, K.R. et CHANDLER, C.D., 1978 — Structural evolution in the flagellated cells of green algae and land plants. *Bio Systems*, 10 : 145-152.
- SWALE, E.M.F., 1968 — A study of the nannoplankton flagellate *Pedinella hexacosta* in light and electron microscopy. *Brit. Phys. J.*, 4 : 65-86.
- SWALE, E.M.F., 1973 — *Heteromastix*. *Brit. Phys. J.*, 8 : 95-99.
- THRONDSSEN, J., 1971 — *Apedinella*, gen. nov. and the Fine Structure of *A. spinifera* (Throndsen) comb. nov. *Norw. J. Bot.*, 18 : 47-64.
- TRIPODI, G. et MASI, F. de, 1978 — A possible vestige of a flagellum in the fusion cell of the red alga *Erythrocytis montagnei*. *Cytol.*, 10 : 435-439.
- WALNE, P.L. et ARNOTT, H.J., 1967 — The comparative ultrastructure and possible function of eyespots : *Euglenia granulata* and *Chlamydomonas eugametos*. *Planta*, 77 : 325-353.
- YOUNG, D.N., 1977 — A note on the absence of flagellar structure in spermatia of *Bonemaisonia*. *Phycologia*, 16 : 219-222.